

黑熊种群年龄结构和生命表初探

侯万儒 米志平 胡锦鑫

(四川师范学院珍稀动物植物研究所 南充 637002)

孔令禄 周德俊 兰民剑

(四川省中药材公司鹿场 都江堰 611830)

摘要: 本文以四川野生黑熊(*Selenarctos thibetanus*)的头骨标本为基础材料,结合养熊场所积累的有关黑熊的年龄构成、繁殖、死亡等资料,运用数学分析方法对四川黑熊种群的年龄结构和性比进行了分析研究,编制出黑熊的静态生命表,分析了黑熊种群的内禀增长能力,并得出了野生黑熊种群的平均期望寿命为 6.366 岁,净生殖率(R_0)为 1.69325,平均世代时间(T)为 11.544 年,内禀增长率(r_m)为 0.04552857,周限增长率(λ)为 1.0466110 的结论。

关键词: 黑熊; 年龄结构; 生命表; 内禀增长能力

中图分类号: Q959.838 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254-5853(2000)02-0127-06

我国对熊类的猎取和利用已有较悠久的历史。近年来,国内不少学者对其作了专门研究,发表了相关文章(马逸清,1981;吴家炎,1983;刘相文等1986;王居会,1991)和出版了专著(马逸清等,1986,1994;胡锦鑫,1994;胡锦鑫等,1998)。国际上对熊类的研究也非常重视,近 30 多年来多次举行国际熊类专门会议并出版了论文集。研究的方向集中于熊类的群体生态学和行为生态学方面,旨在为加强保护管理和合理利用提供理论依据。但在系统生态学研究,关于种群年龄结构方面的研究报道甚少,尤以黑熊(*Selenarctos thibetanus*)生命表的编制以及种群内禀增长能力的揭示至今还是空白,从而阻碍了对野生黑熊种群动态变化和发展的研究。因此,我们对分布于四川的野生黑熊(*S. thibetanus*)种群的年龄结构、性比进行了研究、编制出了静态生命表,对种群的内禀增长能力进行了测算。

1 年龄鉴定和年龄组的划分

生活状态下黑熊年龄的鉴定和年龄组的划分是一个至今尚未解决的技术难题。采用体重作为年龄组划分的依据,显然缺乏严谨的科学性。我们以黑熊头骨标本为材料,根据臼齿磨损程度并结合牙齿年轮线的鉴定方法,对黑熊进行年龄鉴定和年龄组

的划分。

黑熊的臼齿及齿尖比较发达,以上颌第 1 臼齿(M^1)作为观察对象,该臼齿的长度大于宽度,齿冠面分别由前尖、后尖、原尖、原小尖和次尖组成,前、后尖低平,原尖与次尖更低,舌侧齿带不发育(图 1)。随着年龄的增长,各齿尖有规律地相继磨损,其磨损次序为:原尖→原小尖→次尖→前尖→后尖,齿尖磨面的大小及磨损程度都随年龄的增长而扩大和加深。对磨损程度进行详细的比较,可人为将其磨损程度分为 5 级:各齿尖未见磨损为 0 级磨损(图 2A);原尖、原小尖有轻度磨损至前、后尖出现轻度磨损者为 1 级磨损(图 2; B_1, B_2);原尖、原小尖、次尖磨损度加重、初步形成条形凹陷,但前、后尖的磨损度无明显加重者为 2 级磨损(图 2; C_1, C_2);原尖、原小尖、次

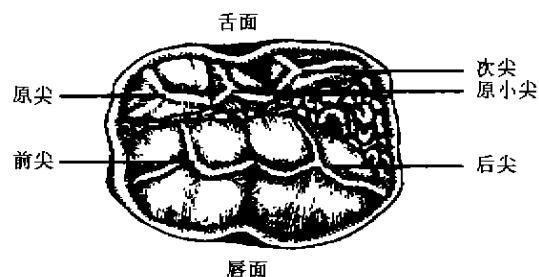


图 1 黑熊臼齿 (M^1)

Fig. 1 The molar (M^1) structure of black bear

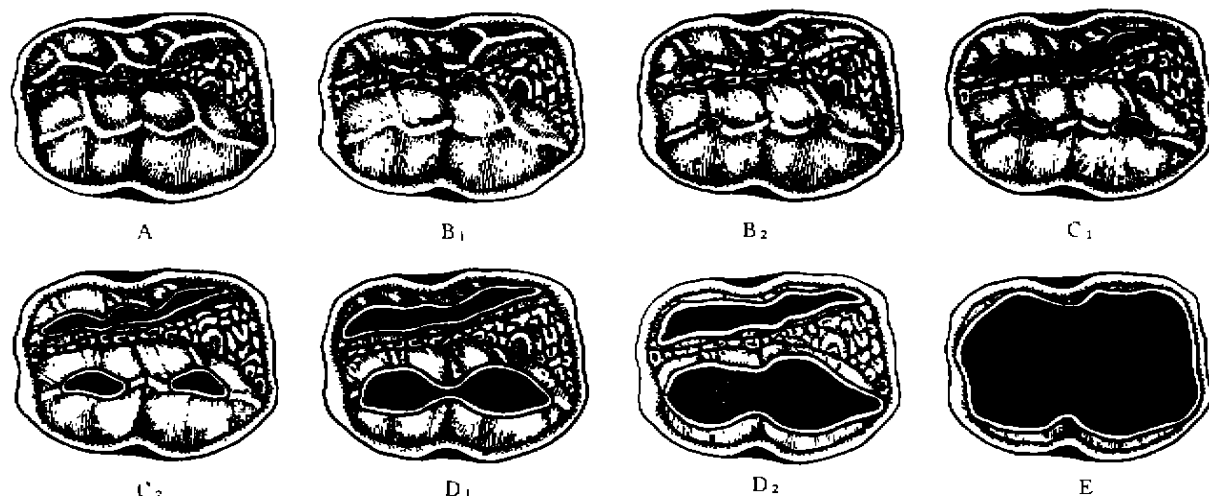


图2 黑熊臼齿 (M^1) 的磨损度
Fig.2 The molar (M^1) wear degree of black bear

尖的磨损程度进一步加重,使原尖、原小尖和次尖露出的牙本质形成连通形带状凹陷,前尖和后尖磨损也很厉害,露出的牙本质形成圆形或椭圆形凹陷且相互连通则为3级磨损(图2; D_1 , D_2);整个齿冠面的各齿尖全部磨掉,牙釉质几乎全部磨光,牙本质几乎全部露出、咬合面下陷则为4级磨损(图2E)。

以每级磨损度作为1个年龄组,从每个年龄组的头骨标本中,抽取磨损度最轻和最严重的头骨各1个,取其门齿或前臼齿 (p^1) 作为鉴定材料,运用熊类头骨年龄鉴定方法(刘相文等,1986;魏辅文等,1989)对其性别和年龄进行鉴定。

按上述步骤与方法,我们对1988~1995年间从眠山和邛崃两大山系获得的24个黑熊头骨标本进行了年龄组的划分和年龄鉴定,结果见表1。在年龄组的划分中,28~32岁年龄组里,只有1个头骨标本,通过牙齿年轮线的鉴定,该黑熊为32岁,也是调查中发现的黑熊最大年龄。

2 野生黑熊种群年龄结构分析

2.1 黑熊各年龄个体在种群中所占比率推算

由表1计算所得野生黑熊头骨标本的平均年龄为8.06岁,野生黑熊头骨标本可看成是野生黑熊种群的随机抽样。根据动物种群年龄(X)结构近似服从参数为 β (β 为动物种群平均年龄的倒数)的指数函数分布密度关系式,即 $f(X) = \beta e^{-\beta X}$ (侯万儒等,1998),可以推算出0~32岁各年龄黑熊个体在种群中所占的百分率(表2)。

表1 野生黑熊头骨标本年龄组的划分及年龄构成
Table 1 The division of age groups and age structure of skull specimens of black bear

牙齿磨损度/级 (wear degree of teeth/grade)	年龄组/岁 (age group /year)	♀/个 (female)	♂/个 (male)	合计/个 (total)
0	0~3	2	5	7
1	3~6	2	2	4
2	6~11	6	3	9
3	11~28	2	1	3
4	28~32	1	0	1
合计 (total)		13	11	24

2.2 推算所得结果与实际观察值的适合性检验

1998年10月我们对都江堰市养熊场自繁自养黑熊的年龄结构进行了统计,其年龄结构情况见表3。

都江堰养熊场遵循保护与合理利用相结合的方针,至1994年底,已能成功地运用自己创立的“无管引流”先进技术进行活体黑熊胆汁的引流。该项技术的先进性,就在于它对黑熊的生理、繁殖、寿命等无任何影响。所以,都江堰养熊场饲养的黑熊种群可看成一个实验种群,将其年龄结构的数据作为实验数据。应用动物种群年龄分布函数关系式推算所得各年龄个体在种群中所占的百分率作为理论数据。为比照分析,重新推算表2中0~24岁段各年龄个体占此年龄段种群的百分率,以重新推算后的百分率作为检验中的理论值。应用 χ^2 检验手段,检验其按动物种群年龄分布函数密度关系式推算所得结果与实验种群观察值的适合度。理论值、实验值及 χ^2 值列于表4。

经 χ^2 检验,所得理论值与实验值不仅没有显著差异,且适合的概率在0.95以上。由此说明:推算

表 2 野生黑熊种群的年龄结构

Table 2 The age structure of wild population of black bear

年龄 x (age)	0~1	1~2	2~3	3~4	4~5	5~6	6~7	7~8	8~9	9~10	10~11	11~12	12~13
比率 (ratio) / %	11.67	10.31	9.10	8.04	7.11	6.27	5.54	4.90	4.32	3.82	3.38	2.98	2.63
年龄 x (age)	13~14	14~15	15~16	16~17	17~18	18~19	19~20	20~21	21~22	22~23	23~24	24~25	25~26
比率 (ratio) / %	2.32	2.06	1.82	1.60	1.41	1.25	1.11	0.97	0.87	0.77	0.67	0.60	0.53
年龄 x (age)	26~27	27~28	28~29	29~30	30~31	31~32							
比率 (ratio) / %	0.46	0.41	0.36	0.32	0.28	0.25							

表 3 饲养黑熊种群的年龄结构

Table 3 The age structure of domesticated black bears

年龄 x (age)	0~1	1~2	2~3	3~4	4~5	5~6	6~7	7~8	8~9	9~10	10~24
只数 (number)	59	63	58	45	43	35	27	25	22	20	140
比率 (ratio) / %	10.99	11.73	10.08	8.38	8.01	6.52	5.03	4.66	4.10	3.72	26.07

表 4 黑熊年龄结构的适合性检验

Table 4 Test of goodness of fit for age structure of black bear

年龄 x (age)	实验值 / % (actual figure)	理论值 / % (theoretic figure)	χ^2
0~1	10.99	12.31	0.1415
1~2	11.73	10.90	0.0632
2~3	10.08	9.57	0.0271
3~4	8.38	8.46	0.0008
4~5	8.01	7.48	0.0375
5~6	6.52	6.60	0.0010
6~7	5.03	5.83	0.1098
7~8	4.66	5.16	0.0484
8~9	4.10	4.55	0.0445
9~10	3.72	4.02	0.0223
10~24	26.07	25.09	0.0383
合计 (total)			0.5344

$$\chi^2_{0.05, 10} = 18.31, \chi^2_{0.05, 10} = 3.94$$

结果 (表 2) 比较客观地反映了野生黑熊种群年龄结构的规律。

3 黑熊生命表的编制

野生黑熊幼仔的存活率很难观察到, 必须借用饲养种群幼仔的存活率, 而且只能借用人工饲养黑熊初期阶段幼仔的存活率。因为人工饲养黑熊的初期阶段还没有饲养经验, 繁育技术水平不高, 这个期间的繁育状况跟野外繁育状况差不多, 所以人工饲养黑熊初期阶段幼仔的存活率才可能也可以代表野生黑熊幼仔的存活率。据都江堰养熊场的资料记载, 该场饲养的黑熊 1990 年开始繁育, 1990~1992 年间共产 37 胎 (26 个双胎, 11 个单胎) 共 63 仔, 存活 46 仔, 存活率为 73% (因为此期间为该场人工饲养种群繁育的初期阶段, 所以取此阶段黑熊幼仔的存活率代表野生黑熊幼仔的存活率)。根据黑熊幼仔的存活率, 结合黑熊种群的年龄结构编制黑熊的静态生命表 (表 5)。从生命表得到野生黑熊的平均期望寿命为 6.366 岁, 只要幼体一旦存

活下来, 平均寿命可提高到 7.536 岁。

4 黑熊种群的内禀增长能力分析

据都江堰养熊场的资料记载, 该饲养场在 1990~1995 年连续 6 年间共繁 108 胎, 共产仔 180 只, 其中三胎 1 胎, 二胎 70 胎, 单胎 37 胎; 雄幼仔 86 只, 雌幼仔 94 只, 由此可以推算出黑熊平均每胎产仔 1.667 只 (我们取连续 6 年的繁殖数据进行统计分析, 以增加黑熊的产仔率和雌雄幼仔性比两项参数的客观性和可信度)。观察所得野生黑熊雌体性成熟年龄为 5~6 岁 (平均 5.5 岁), 雄体为 6~7 岁 (平均 6.5 岁)。但野生黑熊的最大生殖年龄至今还不能准确确认, 一些专家拟定为 30 岁 (胡锦涛等, 1998), 但缺乏可靠证据。1994 年都江堰养熊场曾死亡 1 只母熊, 死亡时年龄为 24 岁, 尚有生育能力, 经解剖确认, 若该母熊继续生存下来, 至少还能生育 1 胎。加上野生黑熊的性成熟年龄比饲养黑熊性成熟年龄晚 1~1.5 岁, 其最大生殖年龄也应比饲养黑熊大 1~1.5 岁。所以, 我们将野生黑熊的最大生殖年龄确认为 27 岁比较客观。在生殖年限内, 雌熊是隔年才生育 1 次, 即每 2 年产 1 胎。经观察, 在生殖年限内, 各龄雌体的产仔率没有显著变化。1991~1994 年在观察黑熊的生殖行为时, 4 年内共有 77 只育龄雌熊参与交配, 但最终却只有 57 只雌熊妊娠产仔, 即在育龄雌熊中妊娠产仔率占 74%。在全面考虑各因素的基础上, 可计算出: 在生殖年限内, 平均每雌每年产仔 0.617 只。由于黑熊发情交配期在 5~8 月, 即在 5~6 岁年龄段只有半年的有效生育期, 所以在 5~6 岁年龄段产仔率要减半计算, 为 0.309 只。

调查结果表明: 头骨标本性比为 1.182 (13 ♀♀:

表 5 黑熊的生命表
Table 5 The life table of black bear

年龄 x (age)	个体所占百分率 $n_x/\%$ (percentage)	尚存个体数 l_x (survival number)	死亡个体数 d_x (death number)	死亡率 $q_x/\%$ (death ratio)	生存个体年数 L_x (fatal number)	总个体年数 T_x (total age)	平均期望寿命 e_x (mean expected lifespan)
0		1000	270	27.00	865	6366	6.366
0~1	11.67	730	87	11.92	686.5	5501	7.536
1~2	10.31	643	76	11.82	605	4814.5	7.488
2~3	9.10	567	68	11.99	537.5	4209.5	7.424
3~4	8.04	495	60	12.02	469	3672	7.359
4~5	7.11	439	53	12.07	412.5	3203	7.296
5~6	6.27	386	46	11.92	363	2790.5	7.229
6~7	5.54	340	41	12.06	319.5	2427.5	7.140
7~8	4.90	299	36	12.04	281	2108	7.050
8~9	4.32	263	32	12.17	247	1827	6.947
9~10	3.82	231	28	12.12	217	1580	6.840
10~11	3.38	203	25	12.20	190.5	1363	6.714
11~12	2.98	178	22	12.36	167	1172.5	6.587
12~13	2.63	156	20	12.82	146	1005.5	6.446
13~14	2.32	136	17	12.50	127.5	859.5	6.320
14~15	2.06	119	15	12.60	111.5	732	6.151
15~16	1.82	104	14	13.46	97	620.5	5.966
16~17	1.60	90	12	13.33	84	523.5	5.817
17~18	1.41	78	10	12.82	73	439.5	5.635
18~19	1.25	68	9	13.24	63.5	366.5	5.390
19~20	1.11	59	8	13.56	55	303	5.136
20~21	0.97	51	7	13.73	47.5	248	4.863
21~22	0.87	44	7	15.91	40.5	200.5	4.557
22~23	0.77	37	6	16.22	34	160	4.324
23~24	0.67	31	5	16.13	28.5	126	4.065
24~25	0.60	26	5	19.23	23.5	97.5	3.750
25~26	0.53	21	4	19.00	20.5	74	3.523
26~27	0.46	17	3	17.65	15.5	53.5	3.147
27~28	0.41	14	3	21.43	12.5	38	2.714
28~29	0.36	11	3	27.27	9.5	25.5	2.318
29~30	0.32	8	2	25.00	7	16	2.000
30~31	0.28	6	2	33.33	5	9	1.500
31~32	0.25	4	2	50.00	3	4	1.000
32~	0.22	2	2	100.00	1	1	0.500

11♂♂)、幼仔性比为 1.093 (94♀♀:86♂♂) 与 1:1 无显著差异 ($P=0.05$)。由于黑熊的雌、雄性比接近 1:1, 所以雌性黑熊生命表可由总体生命表来代替。

根据黑熊的繁殖情况, 结合生命表, 可求出 l_x 、 m_x 和 $l_x \cdot m_x \cdot x$ 的各值, 计算结果列于表 6。由表 6 计算得: 净生殖率 $R_0 = \sum l_x \cdot m_x = 1.69325$; 平均世

代时间 $T = \frac{\sum l_x \cdot m_x \cdot x}{\sum l_x \cdot m_x} = \frac{19.54756}{1.69325} = 11.544$;

内禀增长率 $r_m = \frac{\ln R_0}{T} = \frac{0.5256}{11.544} = 0.04552857$;

周限增长率 $\lambda = e^{r_m} = 1.0466110$ 。

5 讨 论

经分析研究得到了有关黑熊的数据指标: 平均期望寿命为 6.366 岁, 当幼体存活下来后, 黑熊的平均年龄可提高到 7.536 岁; 净生殖率 (R_0) 为

1.69325; 平均世代时间 (T) 为 11.544 年; 内禀增长率为 0.04552857; 周限增长率 (λ) 为 1.0466110。平均寿命与国外一些种群相比非常接近。日本黑熊 (*S. t. japonicus*) 的平均年龄为 6.64 岁 (Hanai 等, 1980)。与野生大熊猫的平均寿命 (6.248 岁) (魏辅文等, 1989) 相比, 也非常接近。平均世代时间与野生大熊猫的平均世代时间 (11.679) 相比亦非常接近; 这与实际情况是相吻合的; 因为两者雌体的性成熟年龄非常接近。所以平均世代时间应该接近, 且都应在 12 年左右。野生黑熊的净生殖率, 内禀增长率和周限增长率这几项指标, 目前还难以验证。因为这几项指标需要长时间的观察考证, 这些工作只能待日后逐步完成。但与野生大熊猫的净生殖率 (1.0672)、内禀增长率 (0.0055688)、周限增长率 (1.0055843) (魏辅文等, 1989) 相比相差很大。数据表明: 野生黑熊明显优于野生大熊猫。这与实际情况也是吻合的。因为野生黑熊的有限生殖期长于野

表 6 黑熊种群内禀增长率
Table 6 The intrinsic rate of the natural increase of black bear

年龄组 (age group)	代表年龄 x (pivotad age)	存活率(l_x) (survival rate)	产仔率(m_x) (fertility rate)	$l_x \cdot m_x$	$l_x \cdot m_x \cdot x$
0		1.000			
0~1	0.5	0.730			
1~2	1.5	0.643			
2~3	2.5	0.567			
3~4	3.5	0.499			
4~5	4.5	0.439			
5~6	5.5	0.386	0.309	0.11927	0.65601
6~7	6.5	0.340	0.617	0.20978	1.36357
7~8	7.5	0.299	0.617	0.18448	1.38362
8~9	8.5	0.263	0.617	0.16227	1.37930
9~10	9.5	0.231	0.617	0.14253	1.35401
10~11	10.5	0.203	0.617	0.12525	1.31514
11~12	11.5	0.178	0.617	0.10983	1.26300
12~13	12.5	0.156	0.617	0.09625	1.20315
13~14	13.5	0.136	0.617	0.08391	1.13281
14~15	14.5	0.119	0.617	0.07342	1.06463
15~16	15.5	0.104	0.617	0.06417	0.99460
16~17	16.5	0.090	0.617	0.05553	0.91625
17~18	17.5	0.078	0.617	0.04813	0.84221
18~19	18.5	0.068	0.617	0.04196	0.77619
19~20	19.5	0.059	0.617	0.03640	0.70986
20~21	20.5	0.051	0.617	0.03147	0.64507
21~22	21.5	0.044	0.617	0.02715	0.58368
22~23	22.5	0.037	0.617	0.02283	0.51365
23~24	23.5	0.031	0.617	0.01913	0.44948
24~25	24.5	0.026	0.617	0.01604	0.39300
25~26	25.5	0.021	0.617	0.01296	0.33040
26~27	26.5	0.017	0.617	0.01049	0.27796
27~28	27.5	0.014			
28~29	28.5	0.011			
29~30	29.5	0.008			
30~31	30.5	0.006			
31~32	31.5	0.004			
总计(total)				1.69325	19.54756

生大熊猫的有限生殖期,野生黑熊幼仔的死亡率大大低于野生大熊猫幼仔的死亡率,所以野生黑熊的净生殖率、内禀增长率和周限增长率高于野生大熊猫符合客观规律。

我们对所获头骨标本的年龄结构进行研究后,得到野生黑熊头骨标本的平均年龄为 8.06 岁,与已报道的头骨标本的平均年龄 4.15 岁(刘相文等,1986)相比,相差很大。这可能是部分地区的野生

黑熊种群中,大量的年轻个体被猎取,导致其所获头骨标本的平均年龄较大程度偏低。我们所收集的头骨标本,虽然数量不多,但颇具代表性,因为各年龄段都有一定数量的标本,尤其是我们首次收集到最大年龄的野生黑熊标本。这一标本的收集与鉴定,为曾估计野生黑熊的最长寿命为 32 岁(胡锦矗等,1985)提供了可靠证据。

致 谢 文中插图由陈龙生先生绘制,在此致谢。

参 考 文 献

- 马逸清,1981. 我国熊类的分布[J]. 兽类学报,1(2): 137~144. [Ma Y Q, 1981. On the distribution of bears in China. *Acta Theriologica Sinica*, 1(2): 137~144.]
- 马逸清,1986. 黑龙江省兽类志[M]. 哈尔滨:黑龙江科学出版社. 135~138. (Ma Y Q, 1986. *Beast annals of Heilongjiang Province* Haerbing: Heilongjiang Science Publishing House. 135~138.)
- 马逸清,胡锦矗,翟庆龙,1994. 中国的熊类[M]. 成都:四川科学技术出版社. 54~69. (Ma Y Q, Hu J C, Di Q L, 1994. *Chinese bears*. Chengdu: Sichuan Science Publishing House. 54~69.)
- 王居会,1991. 小兴安岭熊类[J]. 野生动物, (1): 40. [Wang J H, 1991. Bears of Xiaoxinganling. *Wildlife*, (1): 40.]
- 吴家炎,1983. 秦岭黑熊食性初步观察[J]. 动物学杂志, (4): 48~51. [Wu J Y, 1983. Preliminary observation on food specialization of the black bear from Qinling. *Chinese Journal of Zoology*, (4): 48~51.]
- 刘相文,萧前柱,1986. 黑熊类年龄构成、性比及繁殖情况的初步研究

- [J]. 兽类学报, 6(3): 161~170. [Liu X W, Xiao Q Z, 1986. Age composition, sex ratio and reproduction of bears. *Acta Theriologica Sinica*, 6(3): 161~170.]
- 胡锦涛, 1994 天府奇兽[M]. 成都: 四川科学技术出版社. 23~25 [Hu J C, 1994. Tianfu (Sichuan) rare beasts. Chengdu: Sichuan Science Publishing House. 23~25.]
- 胡锦涛, Schaller G B, 朱 靖等, 1985. 卧龙的大熊猫[M]. 成都: 四川科学技术出版社. 176~177. (Hu J C, Schaller G B, Zhu J et al., 1985. Giant panda of Wolong. Chengdu: Sichuan Science Publishing House. 176~177.)
- 胡锦涛, 胡铁卿, 1998 中国熊类的保护和利用[M]. 海口: 海南国际新闻出版中心. 91~111. (Hu J C, Hu T Q, 1998. Conservation and utilization of Chinese bears. Haikou: Hainan International News Publishin Center. 91~111.)
- 侯万儒, 胡锦涛, 米志平, 1998. 动物种群年龄分布密度函数关系式的建立[A]. 见: 脊椎动物资源及保护[C]. 成都: 四川科学技术出版社. 164~168. (Hou W R, Hu J C, Mi Z P, 1998. Establishment of relation equality of function between the age of animal population and the distribution density. In: Resource and conservation of vertebrate. Chengdu: Sichuan Science Publishing House. 164~168.)
- 魏辅文, 胡锦涛, 许光瓚等, 1989. 野生大熊猫生命表初编[J]. 兽类学报, 9(2): 81~86. [Wei F W, Hu J C, Xu G Z et al., 1989. A study on the lifetable of wild giant pandas. *Acta Theriologica Sinica*, 9(2): 81~86.]
- Hanai, Masemitsu, 1980. Population characteristics of the Japanese black bear in Hakusan National Park[A]. In: Martinka C J, McArthur K L. Bears—their biology and management[C]. Japan. Assoc. Bear Biol., Conf. Series 3. 63~66.

POPULATION AGE STRUCTURE AND LIFE TABLE OF BLACK BEAR

HOU Wan-ru MI Zhi-pin HU Jin-chu

(Institute of Rare Animals and Plants, Sichuan Teachers College, Nanchong 637002, China)

KONG Lin-nu ZHOU De-jun LIAN Min-jian

(Deerfarm, Sichuan Chinese Medicine Materials Corporation, Duguiangyun 611830, China)

Abstract: The population age structure and sexual ratio of wild black bear (*Selenarctos thibetanus*) were studied, and the static life-span table of black bear population was comfilead, and the innate capacity of increase was analysed. The results showed the mean life span of black bear is 6.366 years, the net reproductive rate (R_0) is 1.69325, the mean time of per generation (T) is 11.544 years, the innate rate of increase (r_m) is 0.04552857, and the finite rate increase (λ) is 1.0466110. All these results based on the skull specimens of black bear, and combined with the data of age structure and reproduction and death of black bears which have been collected in domesticated population, and with mathematical analysis way.

Key words: Black bear; Age structure; Life table; Innate capacity of increase